ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 36, 5, 2002

УДК 576.895.42 : 598.826.1

ДИНАМИКА ЗАРАЖЕНИЯ ПТЕНЦОВ ЗЯБЛИКА FRINGILLA COELEBS ПЕРЬЕВЫМИ КЛЕЩАМИ (ACARI: ANALGOIDEA)

© С. В. Миронов, Л. Л. Малышев

Впервые исследована динамика заражения птенцов зяблика *Fringilla coelebs* во время нахождения их в гнезде перьевыми клещами трех специфичных видов, *Monojoubertia microphylla, Pteronyssoides striatus* и *Analges passerinus*. Показано, что начало перехода клещей на птенцов и последующий рост численности паразитов обусловлены развитием соответствующих микростаций в оперении хозяев. Предполагается, что различия возрастного состава микропопуляций у изученных видов клещей к моменту вылета птенцов из гнезда зависят от особенностей локализации клещей в оперении и степени развития соответствующих участков оперения.

ВВЕДЕНИЕ

Перьевые клещи — обширная группа постоянных паразитов птиц, локализующихся в оперении и на кожном покрове. Эти клещи, принадлежащие к подотряду Astigmata, насчитывают более 2400 видов, объединяемых различными специалистами в 450 родов и 32—36 семейств (O'Connor, 1982; Gaud, Atyeo, 1996; Dabert, Mironov, 1999). Для большинства видов перьевых клещей характерна высокая специфичность в отношении круга хозяев. Это обусловлено в первую очередь типом паразитизма перьевых клещей, при котором расселение происходит почти исключительно при непосредственном контакте особей вида-хозяина, и их узкой морфологической специализацией к строго определенному участку перьевого покрова.

Изучение этой группы паразитов ведется преимущественно в направлении познания ее видового многообразия и разработки таксономической системы. Экологические исследования перьевых клещей, начатые только в середине двадцатого века, совсем немногочисленны (Дубинин, 1951, 1956; Дубинин, Василев, 1958; Василев, Колебинова, 1965; Jablonska, 1965, 1970; Choe, Kim, 1987, 1988, 1989, 1991; Gaede, Knülle, 1987; Васюкова, Миронов, 1990). Изучению такого аспекта экологии перьевых клещей, как сезонная динамика численности, было посвящено всего несколько небольших исследований, проведенных на примере ряда видов, обитающих на некоторых птицах Европы (Дубинин, 1956; Дубинин, Василев, 1958; Василев, Колебинова, 1965; Jablonska, 1965, 1970; Чернобай, 1969). Однако во всех этих исследованиях анализ численности и состава популяций клещей проводился без дифференцированного рассмотрения данных по хозяевам разного пола и возраста, поэтому полученные количественные показатели позволяют представить только самую общую картину динамики популяции у изученных видов клещей, усредненную по всем половым и возрастным группам особей хозяина. Кроме этого, в работах по исследованию численности, за немногими исключениями (Дубинин, 1956), отсутствовали какие-либо попытки провести статистическую обработку данных и оценить среднюю численность клещей на одной особи птицы-хозяина, а столь важный процесс в жизни перьевых клещей, как заражение птиц нового поколения, остался за рамками исследования.

В ходе многолетних исследований фауны и экологии перьевых клещей воробьиных, ведущихся на Северо-Западе России с 1979 г. (Миронов, 1983, 1996), был проведен анализ сезонной динамики численности клеща *Monojoubertia microphylla* (Robin, 1877) на различных половых и возрастных группах зяблика *Fringilla coelebs* (Миронов, 2000). Было впервые показано, что после момента гнездования микропопуляции *M. microphylla* на самцах, самках и молодых особях зяблика резко различаются по таким показателям, как общая численность и половозрастной состав, а также по динамике этих показателей в течение всей второй половины летнего сезона, вплоть до осенней миграции.

В настоящей работе, являющейся логическим продолжением этого исследования по сезонной динамике клещей, приведены результаты изучения процесса заражения птенцов зяблика во время нахождения в гнезде тремя обычными для него видами перьевых клещей, *M. microphylla, Pteronyssoides striatus* (Robin, 1877) и *Analges passerinus* (Linnaeus, 1758). У зябликов, как и у подавляющего большинства других птиц, исключая гнездовых паразитов, именно в этот относительно кратковременный период в жизни происходит массированное заражение особей нового поколения птиц, с большой долей вероятности обеспечивающее заражение особей хозяина. Проведенное исследование заключалось в изучении динамики численности клещей на птенцах во время нахождения их в гнезде и анализе ее зависимости от степени развития соответствующих участков перьевого покрова.

Все три вида клещей являются обычными паразитами зяблика на территории Европы, их встречаемость на этом хозяине по многочисленным полевым наблюдениям в европейской части России в большинстве популяций хозяина близка к 100 %. Два из них, *M. microphylla* и *P. striatus*, являются моноксенными паразитами зяблика, а *A. passerinus* характерен для большинства видов европейских вьюрковых родов *Fringilla* и *Carduelis* (Миронов, 1996). Все три вида клещей принадлежат к разным семействам надсем. Analgoidea, характеризуются различной локализацией в оперении хозяев и представляют три разных морфоэкологических типа (Миронов, 1987; Mironov, 1999).

У взрослых и субадультных особей зяблика, имеющих полностью сформированный перьевой покров, представители *M. microphylla* (Proctophyllodidae) обитают на вентральной поверхности опахал первостепенных и второстепенных маховых перьев, верхних кроющих перьев крыла и рулевых перьев. Этот вид является характерным представителем проктофиллоидного морфоэкологического типа. Взрослые клещи сильно уплощены дорсовентрально, вытянуты в длину и обычно сильно склеротизованы. Они размещаются продольными рядами в узких коридорах опахала, образованных бородками первого и второго порядков. В пределах пера в целом клещи *M. microphylla* обычно занимают среднюю и проксимальную его части.

Pteronyssoides striatus (Pteronyssidae) также принадлежит к этому морфоэкологическому типу, но характеризуется более узкой областью локализации в оперении хозяев. Клещи размещаются только на вентральной поверхности больших верхних кроющих первостепенных маховых перьев. Эти относительно крупные клещи значительно превышают по размерам габариты коридоров в опахале и располагаются обычно тесной группой в базальной трети опахала кроющих перьев, а изредка — просто на стержне первостепенных маховых и верхних кроющих перьев крыла, в самой нижней их части.

В отличие от двух предыдущих видов *Analges passerinus* (Linnaeus, 1758) (Analgidae) обитает в слое контурных и пуховых перьев тела и является наиболее типичным представителем анальгоидного морфоэкологического типа. Эти крупные, слабо склеротизованные клещи с заметно выпуклым телом перемещаются в толстом слое тесно переплетающихся нитевидных бородок пуховых контурных перьев тела или сидят, зацепившись за эти бородки крючковидными выростами бедра I. Представители *A. passerinus*, как и большинства других видов рода *Analges*, обычно наиболее многочисленны на верхних и нижних кроющих перьях хвоста.

Главная задача настоящего исследования заключалась в описании динамики появления трех видов перьевых клещей на птенцах зяблика во время нахождения их в гнезде и выявлении зависимости изменений общей численности и состава микропопуляций каждого вида клеща от степени развития оперения у птенцов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор данных по динамике численности трех видов перьевых клещей проводился первым соавтором на территории Куршской косы (Калининградская обл.) на орнитологической станции Зоологического института РАН «Рыбачий» в июне 1982 г. Наблюдения проведены на 15 гнездах, содержавших 65 птенцов. Выводки содержали от 2 до 6 птенцов, в большинстве наблюдаемых гнезд находилось 5 птенцов (табл. 1). Подсчет клещей на птенце, взятом из гнезда для осмотра и снятия промеров, осуществлялся визуально с помощью бинокулярной лупы МБС-9 на увеличениях ×12.5 и ×25. При подсчете клещей не снимали, а птенца после осмотра помещали обратно в гнездо. Все птенцы в гнездах были помечены, и учет клещей велся индивидуально для каждого ежедневно, с 6-го по 11-й день существования выводка. Возраст выводка определялся по моменту появления первого птенца. Помимо учета числа экземпляров каждой возрастной стадии, для *M. microphylla* регистрировалось число копулирующих пар, а для *A. passerinus* — число отложенных яиц. Исходя из того, что на теле птенца отсутствуют участки, недоступные для наблюдателя, а число клещей невелико и даже на старших птенцах составляет обычно лишь несколько десятков особей, можно утверждать, что точность учета клещей была близка к 100 %.

Для самих птенцов учитывались следующие размерные показатели: длина крыла от кистевого сгиба до вершины маховых перьев, общая длина третьего первостепенного махового пера (счет перьев от наружного края крыла), длина опахала третьего первостепенного махового пера, длина стержня или нераскрытой части третьего первостепенного махового пера. В тот период жизни птенца, когда опахало еще не раскрыто и перо представлено трубкой, два последних показателя для птенца совпадают.

Первичная статистическая обработка данных включала вычисление основных параметров распределения (минимум и максимум, среднее, стандартная ошибка) численности клещей и морфологических показателей по дням пребывания птенцов в гнезде и визуализацию этих параметров в виде статистических графов. Для описания динамики этих величин производился подбор логистических кривых с использованием метода наименьших квадратов для оценки качества модели.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью системы Statistica 5.5a, подбор логистических кривых — с помощью специализированного пакета CurveExpert 1.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Птенцы зябликов во всех 15 наблюдавшихся выводках находились в гнезде в течение 11 дней. Согласно многолетним орнитологическим наблюдениям, срок пребывания птенцов зяблика в гнезде составляет в среднем 12 ± 2 дня (Дольник, 1982). Продолжительность проведенных нами наблюдений вполне соответствует этим среднестатистическим срокам естественного пребывания птенцов в гнезде, поэтому можно утверждать, что «фактор беспокойства» в виде ежедневного осмотра не привел к преждевременному вылету птенцов и полученные данные по динамике численности достаточно адекватно отражают естественный ход их заражения клещами.

Собственно переход клещей с самки на птенцов происходит в ночное время, когда она сидит на гнезде и согревает выводок. Динамика общей численности у всех трех видов клещей имеет сходный характер, однако конкретные величины этой численности, скорость ее роста в процессе заселения, половозрастной состав микропопуляции перед вылетом птенцов из гнезда и начальные сроки появления клещей различны. Появление клещей на птенцах начинается не ранее чем на 6-й день жизни птенцов, что связано с определенной степенью развития оперения. Динамика и основные статистические показатели по общей численности изучаемых видов клещей представлены на рис. 1—3. Общие статистические результаты по всем показателям численности, в том числе для каждой возрастной стадии клеща, а также по всем учитываемым морфологическим показателям птенцов с 6-го по 11-й день пребывания их в гнезде даны в табл. 2, 3.

Таблица 1

Данные по общей численности перьевых клещей на птенцах зяблика в различных выводках на 11-й день (минимум, максимум, среднее, стандартное отклонение, стандартная ошибка)

Table 1. Statistic data on the feather mite number in the chaffinch nesltings within different broods on 11 day (minimum, maximum, mean, standard deviation, standard error)

Гнездо	Число птенцов в гнезде	*Monojoubertia microphylla*			*Pteronyssoides striatus*			*Analges passerinus*		
		min—max	*X* ± *m*	*SD*	min—max	*X* ± *m*	*SD*	min—max	*X* ± *m*	*SD*
1	5	10—35	18.0 ± 4.4	9.9	6—11	8.0 ± 0.9	2.0	9—25	18.0 ± 3.1	7.0
2	5	45—48	47.4 ± 0.6	1.3	21—44	36.6 ± 4.1	9.3	7—19	15.2 ± 2.5	5.5
3	6	0—33	14.7 ± 4.6	11.4	4—14	8.3 ± 1.6	3.8	2—12	5.5 ± 1.5	3.8
4	5	13—86	55 ± 11.8	26.5	21—61	36.4 ± 7.8	17.4	2—7	5.0 ± 1.0	2.3
5	3	10—45	31.3 ± 10.8	18.7	9—10	9.3 ± 0.3	0.6	6—10	8.3 ± 1.2	2.1
6	3	16—34	23.3 ± 5.4	9.4	4—7	5.3 ± 0.9	1.5	4—25	13.0 ± 6.2	10.8
7	2	7—32	19.5 ± 12.5	17.7	6—11	8.5 ± 2.5	3.5	10—23	16.5 ± 6.5	9.2
8	5	54—117	88.0 ± 12.6	28.1	13—33	21.6 ± 3.6	8.1	10—21	15.0 ± 1.9	4.3
9	5	16—126	80.2 ± 18.2	40.9	24—49	35.8 ± 4.8	10.7	17—39	30.6 ± 3.9	8.7
10	5	23—60	48.6 ± 6.7	15.1	1—3	2.0 ± 0.4	1.0	2—5	3.0 ± 0.5	1.2
11	5	34—45	38.6 ± 1.8	4.2	2—20	10.0 ± 2.9	6.5	23—42	32.6 ± 4.0	9.0
12	5	56—133	103 ± 13.2	29.6	13—21	17.2 ± 1.3	2.9	6—30	13.6 ± 4.4	9.8
13	3	68—96	82 ± 8.1	14.0	2—7	4.0 ± 1.5	2.6	19—33	24.0 ± 4.5	7.8
14	5	43—127	80.8 ± 14.2	31.8	6—32	19.4 ± 5.4	12.1	15—33	21.8 ± 3.1	6.9
15*	3	159—249	192.7 ± 28.6	49.5	—	—	—	16—47	31.3 ± 8.9	15.5

Примечание. *В гнезде № 15 вид *P. striatus* у самки зяблика, по-видимому, отсутствовал.

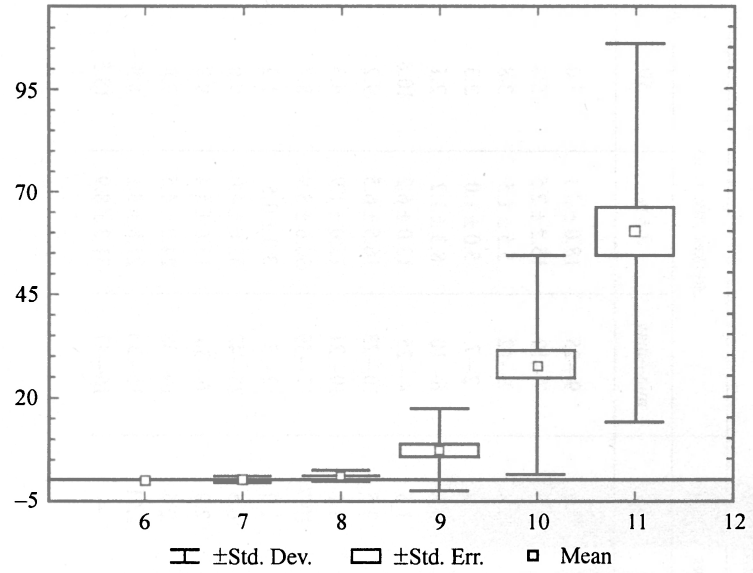

Рис. 1. Динамика численности *Monojoubertia microphylla* на птенце зяблика (среднее, стандартное отклонение, стандартная ошибка).

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — число клещей.

Fig. 1. Dynamics of *Monojoubertia microphylla* on the chaffinch nestling (mean, standard deviation, standard error).

Abscissa — days, ordinate — mite number.

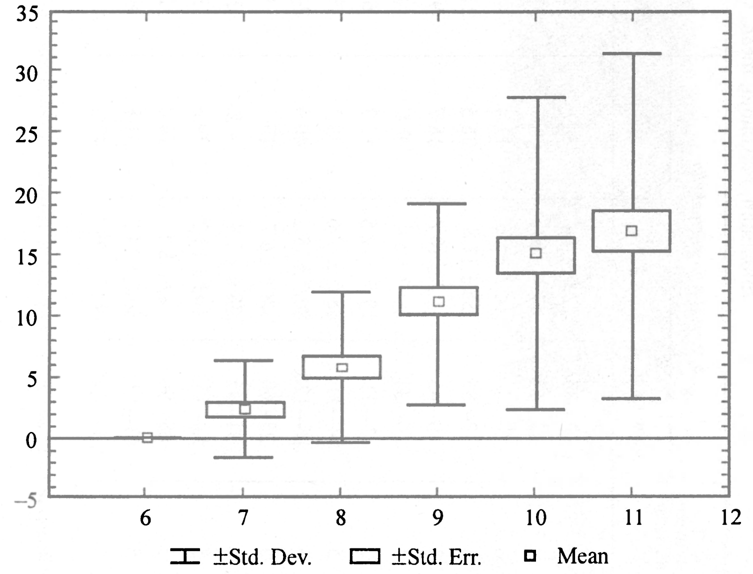

Рис. 2. Динамика численности *Pteronyssoides striatus* на птенце зяблика (среднее, стандартное отклонение, стандартная ошибка).

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — число клещей.

Fig. 2. Dynamics of *Pteronyssoides striatus* on the chaffinch nestling (mean, standard deviation, standard error).

Abscissa — days, ordinate — mite number.

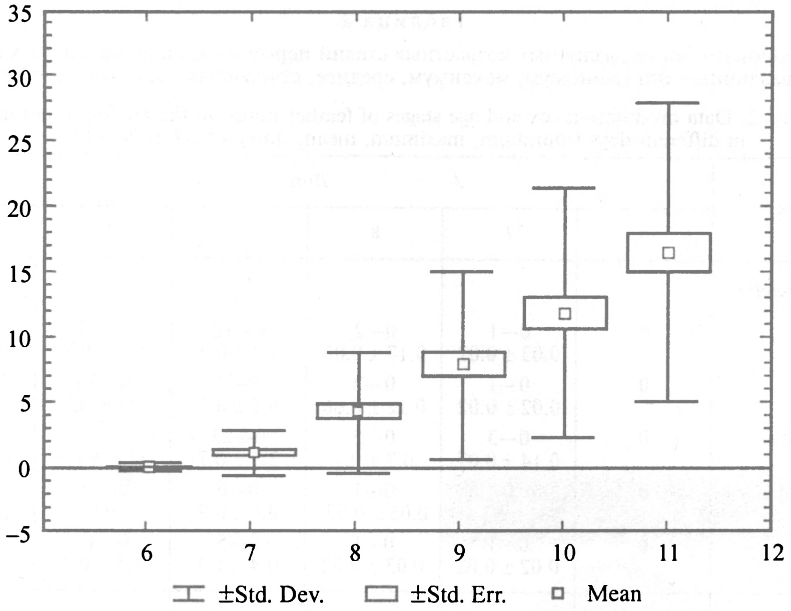

Рис. 3. Динамика численности *Analges passerinus* на птенце зяблика (среднее, стандартное отклонение, стандартная ошибка).

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — число клещей.

Fig. 3. Dynamics of *Analges passerinus* on the chaffinch nestling (mean, standard deviation, standard error).

Abscissa — days, ordinate — mite number.

Анализ категориальных графов (рис. 1—3) показывает, что изменение общей численности клещей, а также морфологических показателей у птенцов (рис. 4; табл. 3) носит криволинейный характер. Для данных по общей численности каждого вида клеща и для всех основных морфологических показателей был произведен подбор кривых, описывающих наблюдаемые изменения оптимальным образом (рис. 5—10). Во всех случаях оптимальными оказались логистические кривые из семейства сигмоидальных кривых, представляемых формулой

$$y = \frac{a}{1 + be^{-cx}}.$$

Переменная x в данной формуле представляет возраст птенца в днях, y — общее число клещей соответствующего вида или численное значение соответствующего размерного показателя для птенца. Коэффициенты a—c, средняя ошибка кривой Sx и индекс ее соответствия r наблюдаемым значениям даны в табл. 4.

Кривые, характеризующие динамику численности трех видов клещей (рис. 5—7), а также рост махового пера и опахала (рис. 9, 10), имеют наиболее ярко выраженную сигмоидальную форму с отчетливо прослеживающимися уровнями насыщения, тогда как рост всего крыла в период наблюдений имеет вид, близкий к линейному (рис. 8). Для кривых, характеризующих изменение морфологических показателей, соответствие данным наблюдений весьма высокое, тогда как для кривых, характеризующих рост численности клещей, индекс r заметно ниже (табл. 4).

Динамика заселения птенцов может быть описана для каждого вида клеща следующим образом. *P. striatus* появляется на птенцах зяблика в значительном количестве самым первым, на 7-й день существования выводка (рис. 2, 6; табл. 1). В отдельных случаях общее число клещей на одном птенце уже на 7-й день достигает 18 особей.

Таблица 2

Данные по численности различных возрастных стадий перьевых клещей на птенцах зяблика в различные дни (минимум, максимум, среднее, стандартная ошибка; N = 65)

Table 2. Data on different sex and age stages of feather mites on the chaffinch nestlings in different days (minimum, maximum, mean, standard error; N = 65)

Стадия	Дни					
	6	7	8	9	10	11
M. microphylla						
Самцы	0	0—1 0.03 ± 0.02	0—2 0.17 ± 0.06	0—12 1.4 ± 0.3	0—27 6.5 ± 0.8	0—51 15.3 ± 1.4
Самки	0	0—1 0.02 ± 0.02	0—2 0.12 ± 0.06	0—7 0.7 ± 0.2	0—26 6.1 ± 0.7	0—44 15.3 ± 1.3
Тритонимфы	0	0—3 0.14 ± 0.07	0—5 0.7 ± 0.1	0—23 3.7 ± 0.7	0—87 11.5 ± 1.7	0—141 23.1 ± 3.1
Протонимфы	0	0	0—1 0.05 ± 0.03	0—6 0.6 ± 0.2	0—20 2 ± 0.4	0—29 4.9 ± 0.7
Личинки	0	0—1 0.02 ± 0.02	0—1 0.03 ± 0.02	0—5 0.4 ± 1.2	0—13 1.5 ± 0.3	0—14 1.7 ± 0.3
Всего клещей	0	0—3 0.2 ± 0.1	0—6 1.0 ± 0.2	0—38 7.1 ± 1.2	0—156 27.7 ± 3.3	0—249 60.3 ± 5.7
Число копулирующих пар	0	0	0	0—2 0.05 ± 0.03	0—5 0.9 ± 0.2	0—13 2.9 ± 0.5
P. striatus						
Самцы	0	0	0—1 0.02 ± 0.02	0—2 0.07 ± 0.04	0—3 0.3 ± 0.09	0—3 0.5 ± 0.1
Самки	0	0	0—2 0.05 ± 0.4	0—3 0.2 ± 0.6	0—7 0.7 ± 0.2	0—8 0.9 ± 0.2
Тритонимфы	0	0—18 2.3 ± 0.5	0—21 5.6 ± 0.8	0—37 10.6 ± 1.1	1—52 13.0 ± 1.5	0—58 14.1 ± 1.6
Протонимфы	0	0	0—1 0.03 ± 0.02	0—3 0.19 ± 0.07	0—5 0.8 ± 0.2	0—6 1.2 ± 0.2
Личинки	0	0	0	0	0—3 0.13 ± 0.06	0—3 0.24 ± 0.08
Всего клещей	0	0—18 2.3 ± 0.5	0—21 5.7 ± 0.8	0—37 11.0 ± 1.1	1—54 15 ± 1.6	1—61 17.1 ± 1.8
A. passerinus						
Самцы	0	0—2 0.06 ± 0.04	0—2 0.26 ± 0.7	0—5 0.8 ± 0.1	0—11 1.6 ± 0.3	0—8 1.9 ± 0.2
Самки	0—1 0.02 ± 0.02	0—5 0.8 ± 0.2	0—15 2.6 ± 0.4	0—22 4.1 ± 0.5	0—25 5.9 ± 0.7	0—26 7.5 ± 0.7
Тритонимфы	0	0—2 0.18 ± 0.06	0—6 0.9 ± 0.2	0—14 1.9 ± 0.3	0—11 2.6 ± 0.3	0—12 3.9 ± 0.4
Протонимфы	0	0	0—1 0.05 ± 0.02	0—4 0.33 ± 0.09	0—6 0.6 ± 0.1	0—4 1.2 ± 0.2
Личинки	0—1 0.02 ± 0.02	0	0—3 0.32 ± 0.09	0—7 0.6 ± 0.1	0—7 0.9 ± 0.2	0—12 1.9 ± 0.3
Всего клещей	0—2 0.03 ± 0.03	0—6 1.0 ± 0.2	0—19 4.2 ± 0.6	0—36 7.8 ± 0.9	0—48 11.8 ± 1.2	2—47 16.5 ± 1.4
Число яиц	0	0	0—4 0.26 ± 0.9	0—3 0.17 ± 0.7	0—4 0.7 ± 0.2	0—9 1.5 ± 0.2

Таблица 3

Размерные характеристики оперения птенцов зяблика (максимум, минимум, среднее, стандартная ошибка, в мм)

Table 3. Size characteristics of the plumage of chaffinch nestlings (minimum, maximum, mean, standard error, in mm)

Показатель, длина	Дни					
	6	7	8	9	10	11
Крыло	14—33 25.9 ± 0.6	18—38 30.6 ± 0.6	24—43 36.2 ± 0.5	27—47 40.4 ± 0.5	31—50 44.4 ± 0.5	37—54 48.1 ± 0.4
Перо	3—18 11.7 ± 0.5	6—23 16.7 ± 0.5	10—34 23.2 ± 0.6	13—35 27.5 ± 0.6	19—38 31.4 ± 0.5	21—41 35.2 ± 0.5
Опахало	0—2 0.2 ± 0.1	0—7 2.0 ± 0.2	0—16 6.6 ± 0.5	0—22 11.6 ± 0.6	3—26 17.3 ± 0.6	9—30 23.5 ± 0.6
Стержень	3—17 11.5 ± 0.4	6—19 14.6 ± 0.3	10—21 16.6 ± 0.2	12 ± 20 15.8 ± 0.2	11—18 14.1 ± 0.2	7—17 11.7 ± 0.2

Клещи этого вида, представленные преимущественно тритонимфами, поселяются на вентральной и дорсальной поверхностях первостепенных маховых перьев, которые еще представлены трубками, и неподвижно сидят в неглубоком коридоре треугольного сечения, образованном тесно сомкнутыми стержнями, держась за поверхность только за счет амбулакральных дисков лапок. Опахала на маховых перьях, как и на всех остальных перьях крыла, в этот период отсутствуют или представлены короткой, едва распустившейся на вершине кисточкой, длиной в среднем 2 ± 0.2 мм. С ростом

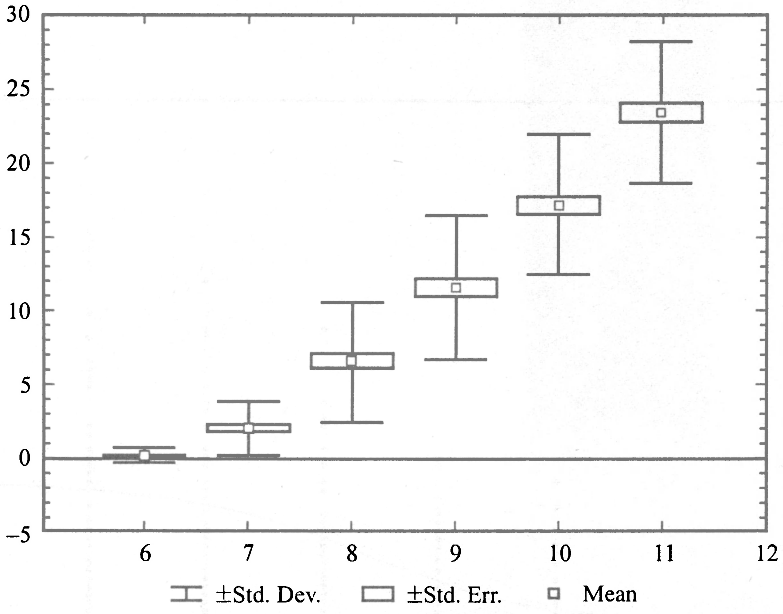

Рис. 4. Динамика роста опахала на третьем первостепенном маховом пере у птенца зяблика (среднее, стандартное отклонение, стандартная ошибка).

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — длина опахала в мм.

Fig. 4. Dynamics of the fan of the third primary flight feather in the chaffinch nestling (mean, standard deviation, standard error).

Abscissa — days, ordinate — length in mm.

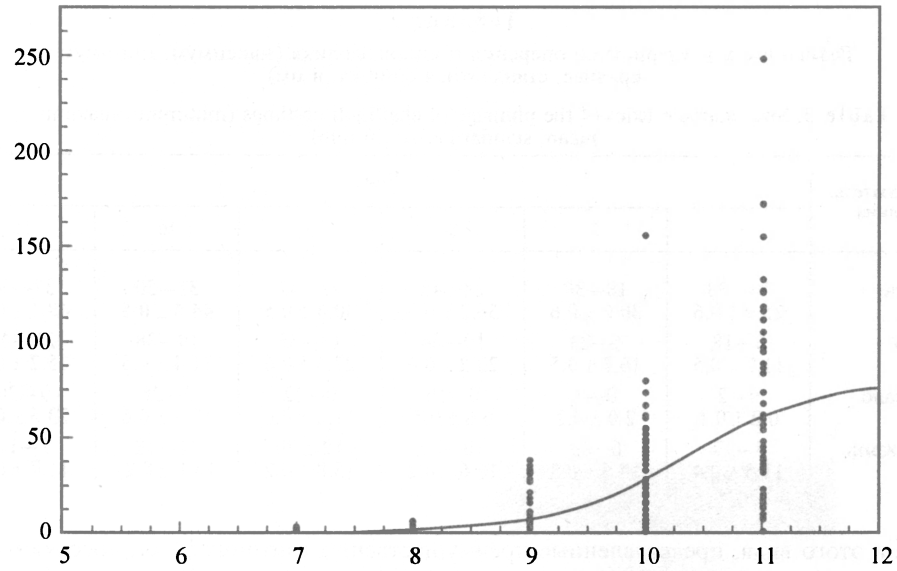

Рис. 5. Логистическая кривая динамики численности *Monojoubertia microphylla* на птенце зяблика.

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — число клещей.

Fig. 5. Logistic curve describing dynamics of *Monojoubertia microphylla* on the chaffinch nestling.

Abscissa — days, ordinate — mite number.

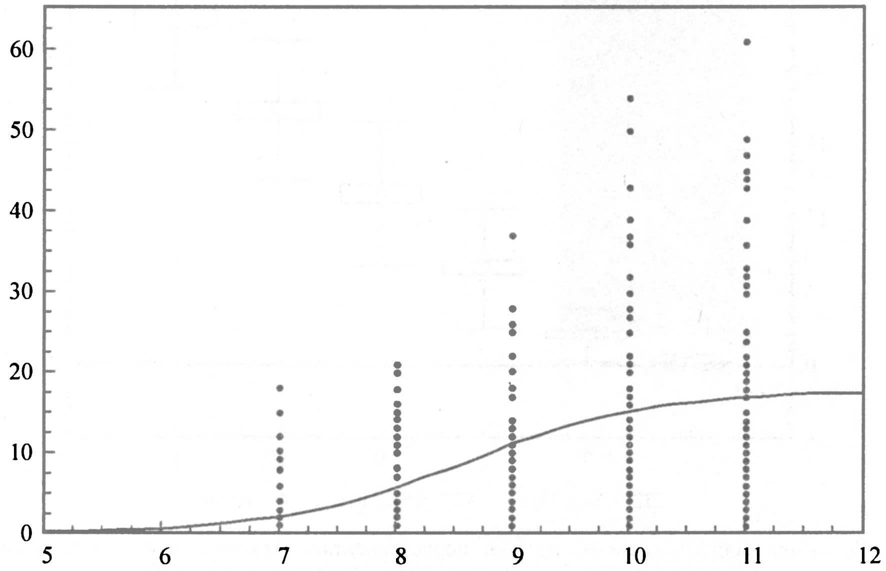

Рис. 6 Логистическая кривая динамики численности *Pteronyssoides striatus* на птенце зяблика.

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — число клещей.

Fig. 6. Logistic curve describing dynamics of *Pteronyssoides striatus* on the chaffinch nestling.

Abscissa — days, ordinate — mite number.

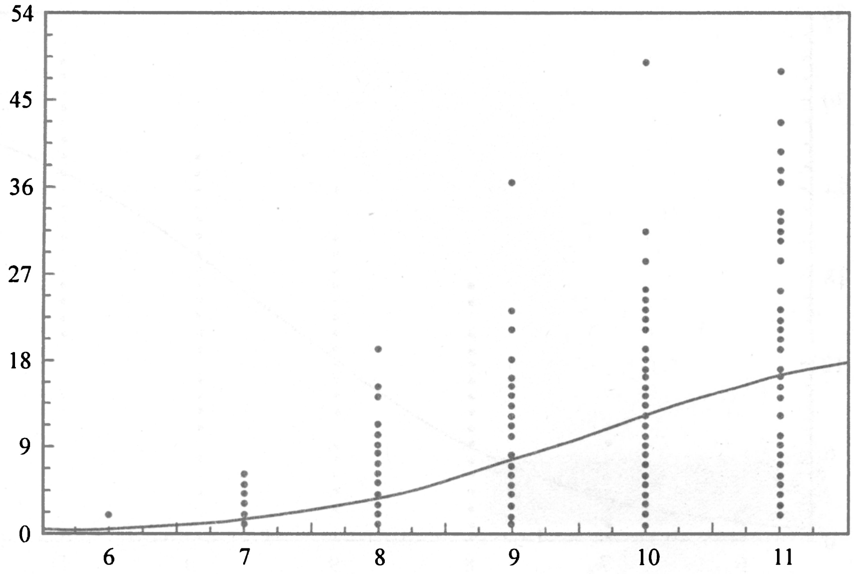

Рис. 7. Логистическая кривая динамики численности *Analges passerinus* на птенце зяблика.

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — число клещей.

Fig. 7. Logistic curve describing dynamics of *Analges passerinus* on the chaffinch nestling.

Abscissa — days, ordinate — mite number.

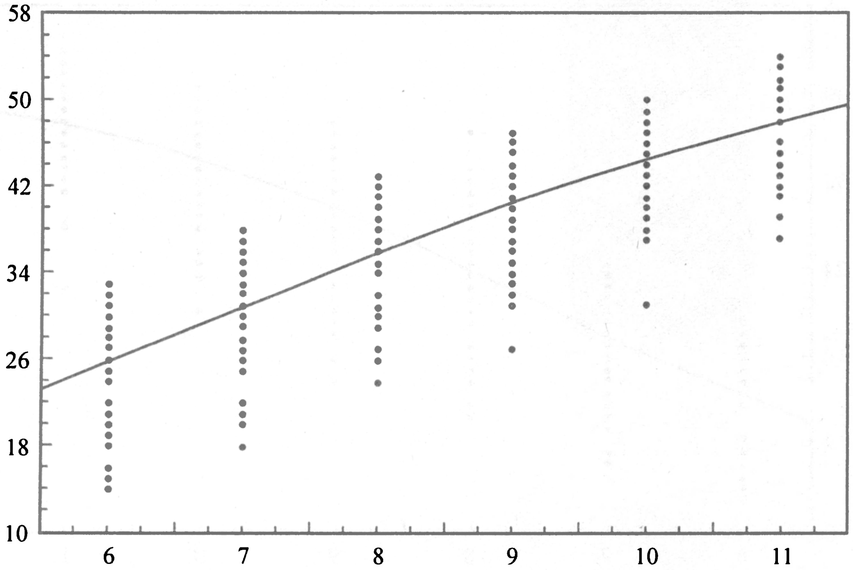

Рис. 8. Логистическая кривая роста длины крыла у птенца зяблика.

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — длина в мм.

Fig. 8. Logistic curve describing the wing growing of the chaffinch nestling.

Abscissa — days, ordinate — length in mm.

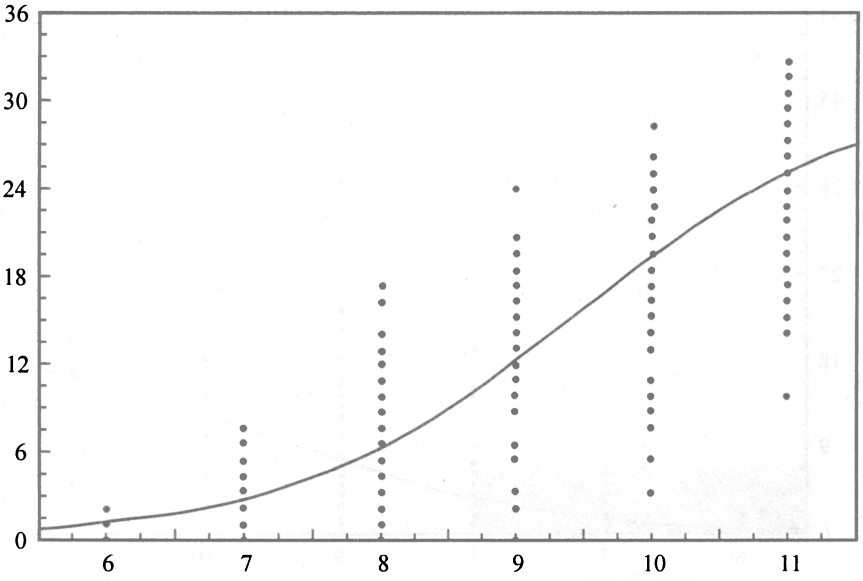

Рис. 9. Логистическая кривая роста длины опахала третьестепенного махового пера у птенца зяблика.

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — длина в мм.

Fig. 9. Logistic curve describing the growing of the fan in the third primary flight feather.

Abscissa — days, ordinate — length in mm.

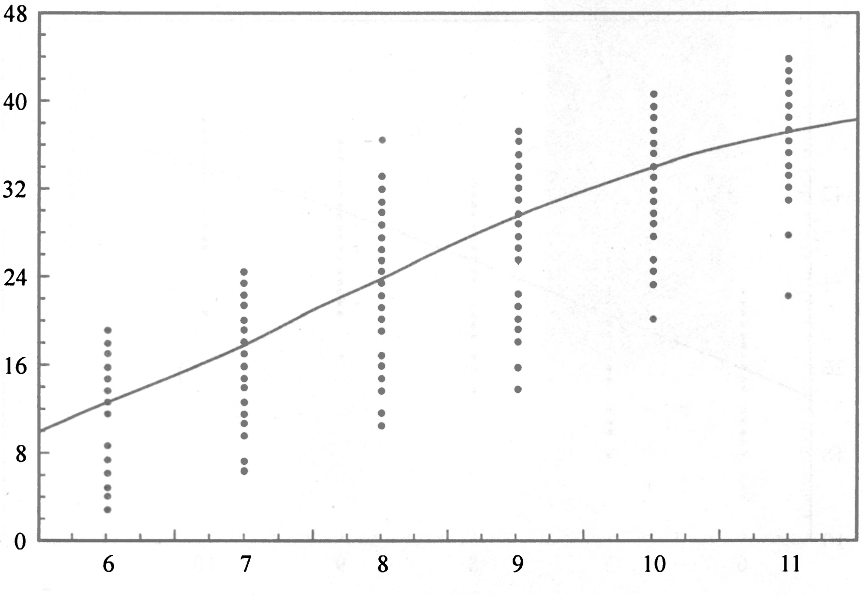

Рис. 10. Логистическая кривая роста длины третьестепенного махового пера у птенца зяблика.

По оси абсцисс — дни, по оси ординат — длина в мм.

Fig. 10. Logistic curve describing the growing of the third primary flight feather.

Abscissa — days, ordinate — length in mm.

Таблица 4

Значения коэффициентов и индексов для логистических кривых, описывающих динамику численности клещей и размерных характеристик птенцов зяблика

Table 4. Coefficients and indices for the logistic curves describing dynamics of the feather mite number and size characteristics of chaffinch nestlings

Вид клещей. Размерные показатели птенцов	*a*	*b*	*c*	*Sx*	*r*
Monojoubertia microphylla	81.33	53117281	1.713	21.971	0.709
Pteronyssoides striatus	17.778	52762.9	1.263	8.995	0.577
Analges passerinus	20.23	10378.1	0.969	7.084	0.637
Длина крыла	59.716	9.9	0.337	4.117	0.882
Длина махового пера	39.828	69.45	0.563	4.207	0.889
Длина опахала	28.59	7124.5	0.939	3.895	0.904

махового пера и других групп перьев на крыле клещи постепенно оказываются частично прикрытыми редким рядом из стержней частично раскрытых больших верхних кроющих перьев крыла. После 9-го дня прирост числа клещей *P. striatus* заметно замедляется, вероятно, в связи с тем, что численность этого вида на зяблике вообще невысока и численность стадий, способных активно и быстро перемещаться (имаго и тритонимфы), на самке зяблика уже относительно истощается. По-видимому, одним из факторов, ограничивающих численность этого вида на зябликах, являются небольшие пространственные размеры его естественной микростации — вентральной поверхности больших верхних кроющих первостепенных маховых перьев.

A. passerinus появляется одновременно с *P. striatus*, обычно на 7-й день (рис. 3, 7; табл. 2). Отдельные особи *A. passerinus* встречаются на коже птенца даже на 6-й день. Однако существенное повышение численности этого вида наблюдается только на 8-й или 9-й день, когда трубки контурных перьев на грудных и спинных птерилиях начинают раскрываться и превращаются в кисточки, раскрытая часть которых составляет 1/4—1/3 пера. Кисточки еще не образуют в полной мере микростацию, в которой клещи обычно обитают, но за их распушенные бородки эти клещи, по крайней мере старшие возрастные стадии, уже могут прочно крепиться с помощью крючковидных выростов на передних ногах — структур, развитых у большинства видов сем. Analgidae и предназначенных для жесткой фиксации в оперении тела. До этого времени клещи просто перемещаются по поверхности кожи среди нераскрытых трубочек на птерилиях и лишены какой-либо надежной фиксации на хозяине. С появлением кисточек большинство клещей обычно помещаются уже в них, и там же самки начинают откладывать яйца, приклеивая их к бородкам. Заметное нарастание численности *A. passerinus* продолжается вплоть до последнего дня пребывания птенцов в гнезде (рис. 7).

Заметно позже двух рассмотренных выше видов появляется *M. microphylla*. Это самый многочисленный вид перьевых клещей на зяблике, его средняя численность перед вылетом птенцов из гнезда более чем в 3 раза превосходит таковую у других видов (рис. 1—5; табл. 1). Значительное число особей *M. microphylla*, 7.1 ± 1.2 клеща на одного птенца, наблюдается только на 9-й день, когда раскрывающиеся вершины первостепенных маховых перьев превращаются в короткие, но уже плоские опахала более 10 мм длины (табл. 2; рис. 9). Клещи размещаются почти исключительно на самих опахалах, а на других участках тела птенца встречаются лишь единичные особи. В оставшиеся 2—3 дня происходит стремительное увеличение числа клещей, так как раскрытие опахала, то есть формирование полностью пригодной для клещей микростации, происходит очень быстро, по 5—6 мм в день, и в абсолютных величинах опережает собственный рост пера (рис. 10). Таким образом, именно для *M. microphylla* наиболее отчетливо прослеживается, что развитие опахал маховых перьев является решающим фактором, определяющим возможность перехода клещей на птенца. Вместе с тем в динамике численности этого вида к 11-му дню, так же как и у *P. striatus*, отчетливо наблюдается замедление (рис. 5). Теоретически численность клещей на птенцах и самке, без учета размножения клещей, которым за 6 дней наблюдений в гнезде можно пренебречь, стремится к выравниванию на всех птицах выводка, включая самку, но реально не достигает этого в связи с вылетом птенцов из гнезда и прекращением тесного контакта между птицами. Как было показано при исследовании общей сезонной динамики *M. microphylla*, число клещей на самках зяблика сразу после периода гнездования падает приблизительно в 4 раза, с 475.1 ± 97.3 клеща до 117.6 ± 21.2 (Миронов, 2000), то есть до величины, уже сопоставимой со средней численностью этого вида на одном птенце зяблика перед вылетом, 60.3 ± 5.7 клеща (табл. 1; рис. 1, 5).

Состав микропопуляций клещей, перешедших на птенца к моменту вылета из гнезда, существенно различается у всех трех видов клещей (рис. 11—13). Согласно нашим наблюдениям, это обусловлено структурными особенностями микростаций, в которые инвазионные стадии вселяются, и способом размещения в них перьевых клещей. При заселении новых особей хозяина у переселяющихся клещей имеется две биологические задачи. Одна из них состоит в успешном выживании на новой особи хозяина, другая — в быстром начале размножения для создания новой самоподдерживающейся микропопуляции паразитов. Одновременное решение этих задач, обеспечивающих сохранение вида, может быть осуществлено далеко не всеми стадиями перьевых клещей.

У *M. microphylla* заражение осуществляется в основном самцами, самками и тритонимфами (рис. 11; табл. 2), причем последние составляют к моменту вылета птенцов наибольшую долю в микропопуляции, 38.3 %. Доли самцов и самок составляют по 25.3 %. Как было отмечено при исследовании сезонной динамики *M. microphylla*, именно число тритонимф наиболее существенно снижается в этот период у самок зяблика, с 71.9 ± 16 клеща до 14.6 ± 5.7 (Миронов, 2000). Клещи переходят непосредственно на опахала первостепенных маховых перьев, то есть сразу переселяются в ту же самую в структурном отношении микростацию, которая имеется у взрослых птиц, поэтому начало их перехода на птенцов строго регулируется возникновением опахал с коридорами. Преобладание имаго и тритонимф, по-видимому, обусловлено у данного вида тем, что именно эти крупные по размерам стадии способны значительно быстрее, чем мелкие протонимфы и личинки, перемещаться с одной птицы на другую. Несомненно, что именно старшие стадии могут успешно выживать даже на очень коротких открытых опахалах маховых перьев, достигающих у птенцов, вылетевших из гнезда и способных перепархивать с ветки на ветку, лишь 25—30 мм. Кроме того, эти стадии при переселении либо сразу приступают к размножению, либо вскоре будут готовы приступить. При этом, по-видимому, далеко не все переселяющиеся женские тритонимфы и даже самки оплодотворены, так как некоторое число самцов на птенцах всегда образует копулирующие пары с женскими тритонимфами или самками (табл. 2).

У *P. striatus* переходят почти исключительно тритонимфы, которые составляют перед вылетом 82.4 % от микропопуляции клещей на птенце (рис. 12). Тритонимфа по целому ряду причин является наиболее приемлемой стадией для заселения и успешного удерживания на птенцах и слетках зяблика, у которых еще не полностью сформирована естественная микростация для данного вида клещей. По размерам тритонимфы *P. striatus* сопоставимы со взрослыми клещами и, видимо, достаточно надежно могут держаться практически открыто на цилиндрической поверхности еще не раскрытых трубок махового пера. Раскрытие опахала происходит с вершины трубки, и базальные части перьев раскрываются в последнюю очередь. Клещи размещаются открыто в основании стержней маховых перьев или в низком желобе треугольного сечения, образованного соприкасающимися стержнями. Опахала верхних кроющих первостепенных маховых, на которых в основном сидят клещи у взрослых птиц, остаются не

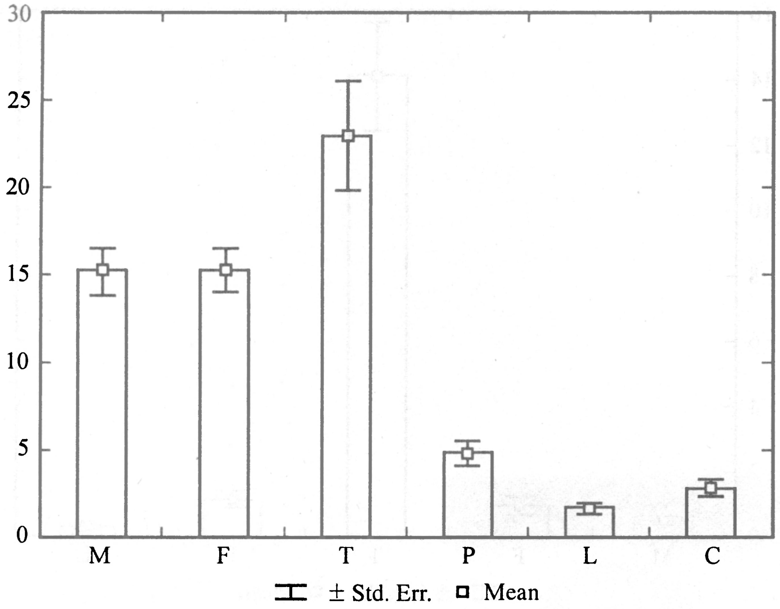

Рис. 11. Половозрастной состав микропопуляции *Monojoubertia microphylla* на птенце зяблика на 11-й день (среднее, стандартная ошибка).

М — самцы, F — самки, Т — тритонимфы, Р — протонимфы, L — личинки, С — число копулирующих пар. По оси ординат — число клещей.

Fig. 11. Sex and age composition of *Monojoubertia microphylla* micropopulation in the chaffinch nestling on 11th day (mean, standard error).

M — male, F — female, T — tritonymph, P — protonymph, L — larva, C — number of copulating pairs. Ordinate — mite number.

раскрытыми полностью вплоть до вылета птенцов из гнезда и, вероятно, еще некоторое время после вылета. В период переселения *P. striatus* места для откладки яиц самками просто отсутствуют, а возможность выживания младших стадий открыто на стержнях маховых перьев, несомненно, крайне низка. Таким образом, необходимость в размножении сразу при вселении клещей птенцов в данных условиях явно нецелесообразна и, видимо, должна быть смещена на более поздний период, то есть до полного раскрытия кроющих первостепенных маховых. В свете этого тритонимфа также является наиболее приемлемой стадией для заселения, так как после перехода на птенцов клещи смогут приступить к размножения только после очередной линьки. Об отсутствии размножения *P. striatus* на птенцах, находящихся в гнезде, свидетельствует и полное отсутствие копулирующих пар даже при наличии в микропопуляции небольшого числа самцов. Попадание на птенцов зяблика имаго и младших неполовозрелых стадий *P. striatus*, личинок и протонимф, по-видимому, носит случайный характер.

У *A. passerinus* бóльшую часть микропопуляции на птенцах, готовых к вылету, составляют самки (45.5 %) и несколько меньшую — тритонимфы (23.6 %) (рис. 13; табл. 2). Практически на каждом птенце встречается хотя бы один самец, несмотря на довольно низкую их долю в микропопуляции (11.5 %). Заселение начинается, когда контурные перья тела из трубок начинают превращаться в кисточки. По-видимому, только старшие возрастные стадии *A. passerinus*, имаго и тритонимфы, способные к относительно быстрому перемещению в любом типе оперения, успевают накопиться в достаточном количестве на птенцах к моменту их вылета. Кроме этого, только эти стадии способны прочно удерживаться на концах развивающихся контурных перьев за счет полностью развитых фиксирующих структур на ногах. Перья тела имеют только вид кисточек или коротких распушенных вееров, которые образуют относительно

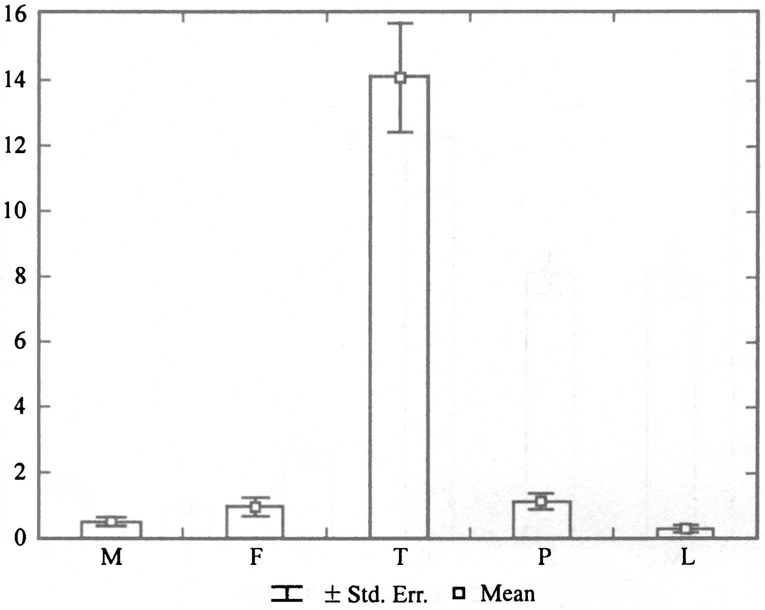

Рис. 12. Половозрастной состав микропопуляции *Pteronyssoides striatus* на птенце зяблика на 11-й день (среднее, стандартная ошибка).

Обозначения, как на рис. 11. По оси ординат — число клещей.

Fig. 12. Sex and age composition of *Pteronyssoides striatus* micropopulation in the chaffinch nestling on 11th day (mean, standard error).

Legend as in the fig. 11. Ordinate — mite number.

тонкий слой из несцепленных бородок, главным образом на спинной и грудной птерилиях. Наличие отложенных яиц на контурном оперении тела показывает, что самки *A. passerinus*, перешедшие на птенцов, либо сразу начинают откладку, либо просто продолжают ее, сменив особь хозяина. Некоторое преобладание личинок над протонимфами к моменту вылета (табл. 2), возможно, обусловлено вылуплением некоторых личинок из яиц уже непосредственно на птенцах, а не за счет перехода их с самки зяблика.

Таким образом, у всех трех изученных видов клещей заселение нового поколения зябликов представляет собой процесс, охватывающий последние 5—6 дней пребывания птенцов в гнезде. Начало перехода клещей на птенцов обусловлено формированием на их теле соответствующих микростаций или структур оперения, частично сходных с естественными микростациями в оперении взрослой птицы, на которых клещи уже могут удерживаться и после вылета птенцов.

Заселение *M. microphylla, P. striatus* и *A. passerinus* происходит с различной интенсивностью, но к концу пребывания птенцов в гнезде для всех видов клещей наблюдается небольшое замедление прироста численности, что связано с относительным уменьшением на самке зяблика стадий, способных к быстрому и эффективному расселению. Снижение интенсивности этого процесса обусловлено еще и тем, что с ростом самих птенцов и развитием у них перьевого покрова происходит постепенное сокращение времени пребывания самки ночью вместе с выводком, то есть просто сокращение того периода в течение суток, когда происходит передача клещей.

Половозрастной состав микропопуляций к моменту вылета птенцов у исследованных видов клещей различен, но во всех случаях преобладают те или иные старшие возрастные стадии: имаго или тритонимфы. Преобладание этих стадий обусловлено, с одной стороны, их большей подвижностью и более высокими адаптивными характе-

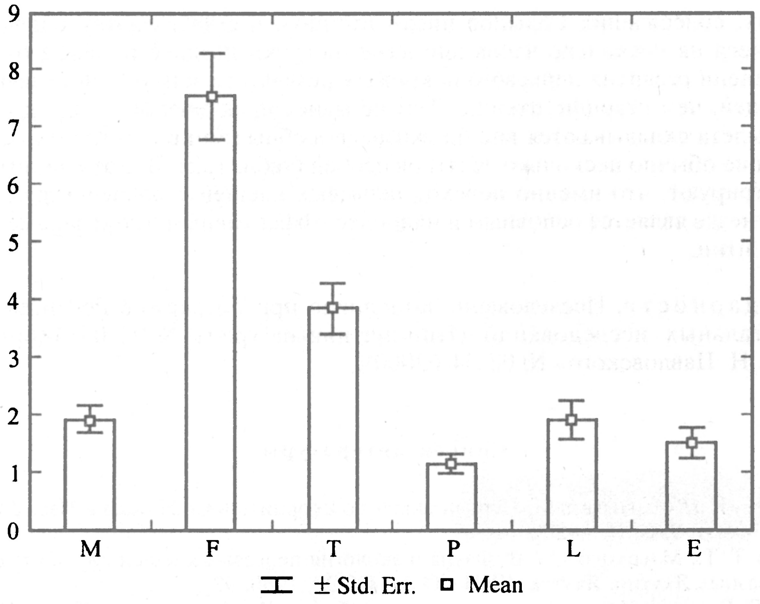

Рис. 13. Половозрастной состав микропопуляции *Analges passerinus* на птенце зяблика на 11-й день (среднее, стандартная ошибка).

Е — число яиц, остальные обозначения как на рис. 11. По оси ординат — число клещей.

Fig. 13. Sex and age composition of *Analges passerinus* micropopulation in the chaffinch nestling on 11th day (mean, standard error).

Legend as in fig. 11. E — number of eggs. Ordinate — mite number.

ристиками по сравнению с протонимфами и личинками, что позволяет имаго и тритонимфам успешно выживать на слетках даже в недостаточно сформированных микростациях. С другой стороны, именно старшие возрастные стадии готовы непосредственно после заселения или через одну линьку приступить к размножению и быстро создать на новой особи хозяина значительную по численности самоподдерживающуюся микропопуляцию, что является важнейшей задачей для существования видов данной группы паразитов.

В отношении эффективности заселения нового поколения птиц в гнездовой период наблюдения показали, что в исследованной выборке птенцов зараженность видами *A. passerinus* во всех 15 гнездах и *P. striatus* в 14 гнездах (табл. 1) к моменту вылета из гнезда была 100 %. В одном из гнезд *P. striatus* ни на одном из птенцов не появился, что, несомненно, обусловлено тем, что этот вид просто отсутствовал на самке этого выводка. Для *M. microphylla*, встречавшегося во всех гнездах, было отмечено, что один из 65 птенцов на 11-й день не был заселен данным видом клеща. Это указывает на то, что успех заражения выводка все-таки не является абсолютным. В свою очередь, подобное явление может быть одной из причин, объясняющей то, что среди взрослых птиц иногда встречаются незараженные особи. В исследованной выборке средние показатели зараженности птенцов по каждому виду клеща на 11-й день весьма сильно разнятся между различными выводками (табл. 1), что объясняется сильной изменчивостью численности клещей у самок зяблика. Так, у самок зяблика из той же локальной популяции и в том же году, когда проводилось данное исследование птенцов, численность вида *M. microphylla* перед началом гнездования (июнь) варьировала от 150 до 1116 клещей на одну птицу (Миронов, 2000). Кроме этого, число клещей на птенце также варьирует внутри отдельных выводков по целому ряду причин, главным образом из-за того, что развитие птенцов в выводке неравномерное.

В выводках, содержащих большое число птенцов, всегда имеются одна-две особи, вылупившиеся на несколько часов или даже на сутки позднее и слегка отстающие в росте и степени развития перьевого покрова, в результате чего они получают меньшее число клещей, чем старшие птенцы. Тем не менее практически на каждом птенце к моменту вылета складываются вполне жизнеспособные микропопуляции клещей, насчитывающие обычно несколько десятков особей (табл. 1, 2). Все эти данные отчетливо демонстрируют, что именно переход перьевых клещей с родительских особей на птенцов в гнезде является основным и наиболее эффективным путем заражения нового поколения птиц.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Инициативный грант № 02-04-48666 и грант «Школа Е. Н. Павловского» № 02-04-63000).

Список литературы

Василев И., Колебинова М. Перови акари по скорците в Софийско // Изв. Зоол. ин-та и муз. 1965. Т. 9. С. 189—202.

Васюкова Т. Т., Миронов С. В. Фауна и экология перьевых клещей гусеобразных и ржанкообразных Якутии. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1990. 98 с.

Дольник В. Р. (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. 302 с. (Тр. ЗИН АН СССР. 1982. Т. 90).

Дубинин В. Б. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 1. М.; Л., 1951. 363 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 5).

Дубинин В. Б. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 3. М.; Л., 1956. 814 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 7).

Дубинин В. Б., Василев И. Эколого-физиологические особенности особей отдельных популяций перьевых клещей (Acariformes, Analgesoidea), обитающих на птицах в различных географических зонах // Изв. Зоол. ин-та. Българска Академия Науките. 1958. Т. 7. С. 91—114.

Миронов С. В. Перьевые клещи (Sarcoptiformes, Analgoidea) воробьиных Нижнесвирского заповедника // Паразитологические исследования в заповедниках. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1983. С. 82—94.

Миронов С. В. Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожным покровам птиц // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. Л., 1987. Т. 34. С. 114—132.

Миронов С. В. Перьевые клещи воробьиных Северо-Запада России // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 6. С. 521—539.

Миронов С. В. Сезонная динамика численности перьевого клеща Monojoubertia microphylla (Astigamata: Analgoidea: Proctophyllodidae) на зяблике Fringilla coelebs // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 6. С. 457—469.

Чернобай В. Ф. Паразиты врановых птиц Нижнего Поволжья // Паразитические животные Волгоградской области. Волгоград, 1969. С. 166—197.

Choe J. C., Kim K. C. Community structure of arthropod ectoparasites on Alaskan seabirds // Canadian Journal of Zoology. 1987. Vol. 65. P. 2998—3005.

Choe J. C., Kim K. C. Microhabitat preference and coexistence in ectoparasitic arthropods on Alaskan seabirds // Canadian Journal of Zoology. 1988. Vol. 66. P. 987—997.

Choe J. C., Kim K. C. Microhabitat selection and coexistence in feather mites (Acari: Analgoidea) on Alaskan seabirds // Oecologia. Heidelberg. 1989. Vol. 79. P. 10—14.

Choe J. C., Kim K. C. Microhabitat selection and adaptation of feather mites (Acari: Analgoidea) on murres and kittiwakes // Canadian Journal of Zoology. 1991. Vol. 69. P. 817—821.

Dabert J., Mironov S. V. Phylogeny and evolutoin of feather mites (Astigmata: Analgoidea, Freyanoidea, Pterolichoidea) // Experimental and Applied Acarology. 1999. Vol. 23, N 6. P. 437—454.

Gaede K., Knülle W. Water uptake from the atmosphere and critical equilibrium humidity of a feather mite // Experimental and Applied Acarology. 1987. Vol. 3. P. 45—52.

Gaud J., Atyeo W. T. Feather mites of the world (Acarina, Astigmata): the supraspecific taxa // Annales Mus. roy. l'Afrique centr. Sci. zool. 1996. Vol. 277. Pt 1. 193 p.; Pt 2. 436 p.

Jablonska J. Mites of the group Analgesoidea occurring on Paridae and Regulidae during the autumn migration over the coast of Polish Baltic // Acta parasitologica Polonica. 1965. Vol. 13, fasc. 32. P. 321—336.

Jablonska J. The occurrence of Analgesoidea mites (Acarina) on turdid birds (Turdidae) during the spring and autumn migration on their hosts in Poland // Acta parasitologica Polonica. 1970. Vol. 18, fasc. 47. P. 521—550.

O'Connor B. M. Acari: Astigmata // Synopsis and classification of living organisms. Ed. Parker S. P. Vol. 1. N. Y.: McGraw-Hill, 1982a. P. 146—169.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург 199034
ГНЦ ВНИИ им. Н. И. Вавилова, Санкт-Петербург 190000

Поступила 20.03.2002

DYNAMICS OF INFECTION THE CHAFFINCH NESTLINGS FRINGILLA COELEBS WITH FEATHER MITES (ACARI: ANALGOIDEA)

S. V. Mironov, L. L. Malyshev

Key words: Analgoidea, feather mites, chaffinch, *Fringilla coelebs*, nestling, process of infection, micropopulation, sex and age composition.

SUMMARY

A process of infecting the chaffinch nestlings *Fringilla coelebs* with three analgoid feather mites, *Analges passerinus* L., 1758, *Monojoubertia microphylla* (Robin, 1877), and *Pteronyssoides striatus* (Robin, 1977), commonly occurred on this bird species was investigated. 15 nests contained totally 65 nestlings, from 2 to 6 individuals in a brood, have been examined from the day of hatching till 11th day. Observations were held in the neighbourhood of the bird banding station «Rybachy» (Russia, Kaliningrad Province) in June of 1982. Number of mites on alive nestlings taken temporarily from their nest was counted by means of binocular lens under the magnification ×12.5 and ×25.

The nestlings receive the mites from the chaffinch female during the night time, when the female sits together with the young birds and heats them. In the condition of this prolonged direct contact the mites migrate from the female onto the nestlings. As it was shown in our study of seasonal dynamics of mites on the chaffinch (Mironov, 2000), the chaffinch female only gives its mites to young generation and looses about three quarter of its mite micropopulation during the nesting period (June), while in the chaffinch males the number of mites continues to increase during all summer. The infections with three feather mite species happen in the second part of the nestling's stay in the nest. The starting time of this process, its intensity, and sex and age structure of mite micropopulations on the nestlings just before their leaving the nest are different in the mite species examined. These peculiarities of feather mite species are determined by the biology of examined species, and first of all by their morphological characteristics and specialisation to different microhabitats, i. e. certain structural zones of plumage.

Pteronyssoides striatus (Pteronyssidae) is rather typical mite specialised to feathers with vanes. In adult birds with completely developed plumage this species occupies the ventral surface of the big upper coverts of primary flight feathers. This species appears on the chaffinch nestlings in a significant number on 7th day. The mites occupy the basal parts of primary flight feathers represented in that moment by the rods only. They sit on practically open and smooth surface of this microhabitat, which is uncommon for them, because the vanes of the big upper coverts are not yet open and also represented by thin rods. During the period of the last 5 days (from 7 to 11th day) the mean number of mites per one nestling increases from 2.3 ± 0.5 to 17.1 ± 1.8 mites. Just before the day, when the nestling leave the nest, the tritonymphs absolutely predominate (82.4 %) in the micropopulation of *P. striatus*.

Analges passerinus (Analgidae) is specialised to live in the friable layer formed by numerous not-engaged thread barbles of the down feathers and basal parts of the body covert feathers. Mites have special hooks on legs used for hard attaching to the barbles and for fast moving in the friable layer of feathers. On the chaffinch nestlings, these mites appear usually on 8th day, when the rod-like body covert feathers begin to open on apices and form short brushes; however some individuals occur on the skin of nestlings even on 6th day. The mean number of mites per nestling on the 11th day reaches 16.5 ± 1.4 individuals. The micropopulation of *A. passerinus* is represented on the nestlings mainly by the females (45.5 %), tritonymphs (23.6 %) and males (11.5 %).

Monojobertia microphylla (Proctophyllodidae) is a typical dweller of feathers with large vanes. Mites of this species commonly occupy the ventral surface of primary and secondary flight feathers

and also respective big upper covert feathers of wings. *M. microphylla* appears on the nestlings in a significant number (7.1 ± 1.2 mites) on 9th day, only when the primary flight feathers already have short vanes about 10 mm in length. In next three days the number of mites increases very fast and reaches on 11th day 60.3 ± 5.7 mites per nestling. In the micropopulation of this species, the tritonymphs count 38.3 %, and the quota of males and females is 25.3 % each. The migration of this species goes most intensively, than in two other species.

An analitic selection of logistic curves shows, that the increasing of mite number during the process of infection with three mite species may be most adequately described by the sigmoid curves with clearly recognizable levels of saturation, which can be theoretically reached. Indeed, the number of mite individuals being able to migrate onto the nestlings is limited by their number on a respective chaffinch female. In a contrast, the increasing of plumage indices, for instance the length of flight feathers, has almost linear character during the period of observation. The beginning of mite migration is determined by the development of respective microhabitats in the plumage of nestlings, or at least by the development of certain structure elements of plumage, where mites are able to attach for a while, before that moment, when the nestlings will develop the plumage completely and begin to fly. In three mite species examined, the process of infection was performed by older stages, namely by the imago and/or tritonymphs. This can be explained by two reasons. On the one hand, the older stages are most active in their movement, resistible and able to survive successfully on new host individuals. On the other hand, the older stage are ready for the reproduction or will be ready after one moulting. The older stages of mites can quickly create a large and self-supporting micropopulations on the birds, therefore this strategy ensures a successful subsequent existence of the parasite species. In cases, when mites (*A. passerinus, M. microphylla*) migrate into the respective microhabitats structurally corresponding to their normal microhabitats on adult birds, the micropopulations of these mite species include a significant or dominant quota of females and males. When the normal microhabitat is not yet formed, feather mites migrate into neighboring structure elements of plumage, where they can survive and wait for the development of normal microhabitat, to which they are well adapted. Therefore, in the case of *P. striatus*, its micropopulations on the chaffinch nestlings are represented mainly by the tritonymphs.